Ein Beitrag zur Kenntnis der Zellteilungsvorgänge bei Oedogonium

von

Guido Kraskovits in Wien.

Aus dem k. k. botanischen Institut der Universität in Wien.

(Mit 3 Tafeln und 11 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Mai 1905.)

Allgemeines.

Die Familie der Oedogoniaceen mit ihren Gattungen *Oedogonium*, *Bulbochaete* und *Oedocladium* zeichnet sich unter den grünen Algen durch Eigentümlichkeiten aus, welche vielfach Gegenstand eingehender Behandlung von Seite der botanischen Forschung waren. Nicht so sehr die Zahl der Arten und die fast kosmopolitische Verbreitung waren es, die seit fast fünf Dezennien das Interesse der Botaniker wachriefen, vielmehr die merkwürdigen Vorgänge bei der Zellteilung waren die Ursache. Wohl wenige, wenn man so sagen darf, näherstehende Gattungen, z. B. *Mikrospora*, haben sich nach den neuesten Forschungen mit einem ähnlichen Wachstum den Oedogoniaceen zur Seite stellen lassen.

Die Familie ist durch intercalares Zellenwachstum ausgezeichnet, dessen Eigentümlichkeit ich im nächsten Teile meines Themas kurz darlegen will. Die Wachstumsprozesse sind bei der Gattung *Oedogonium* am genauesten studiert worden, einerseits weil, wie früher erwähnt, diese Gattung verbreitet ist, andrerseits, da hier jene interessanten Vorgänge am deutlichsten zu Tage treten.

N. Pringsheim war einer der ersten, die das Wesen des Wachstums genauer erforschten; seine diesbezüglichen

Publikationen[1] fallen in die Jahre 1854 und 1858. Fast gleichzeitig beschäftigten sich A. de Bary, H. v. Mohl und Th. Hartig mit demselben Stoffe.

Resultat dieser Periode war die Anerkennung von Pringsheim's Lehre; die andern Arbeiten konnten gegenüber der Autorität der ersteren keine dauernde Geltung erlangen. W. Hofmeister behandelte in seiner »Lehre von der Pflanzenzelle« (1867) die Frage aufs neue und schloß sich hauptsächlich Pringsheim an, dessen Ansicht er auch andern Botanikern gegenüber verteidigt. Im Jahre 1854 hatte L. Dippel einiges über das Wachstum von *Oedogonium* publiziert, doch kam diese Arbeit vor Pringsheim nicht in Betracht; erst 14 Jahre später (1868) hat er in seinem Werke »Das Mikroskop« neue erweiterte Gesichtspunkte darüber klar dargelegt.

N. Wille veröffentlichte im Jahre 1880 Resultate seiner Untersuchungen bei *Oedogonium*. (Eine Übersetzung dieser norwegisch geschriebenen Arbeit erschien später in größerer Ausführung in Band XVIII von Pringsheim's Jahrbüchern, 1887.) Zur selben Zeit hat auch E. Strasburger Beobachtungen über den gleichen Stoff in »Zellbildung und Zellteilung« publiziert. Schließlich hat in jüngster Zeit K. E. Hirn in seiner großen Monographie der Oedogoniaceen (1901) der Frage eine neue bemerkenswerte Deutung gegeben.

Wenn man die Literatur der letzten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts überblickt, ersieht man daraus, daß wohl am längsten Pringsheim's Lehre allgemeine Geltung hatte; erst die neuesten botanischen Werke von Warming, West und Oltmans schließen sich Hirn's Ausführungen an.

Auf Anregung meines verehrten Lehrers Prof. v. Wettstein trat ich diesem Thema näher, zuerst in der Absicht, es auf Grund der vorhandenen Literatur vom systematischen Standpunkte zu behandeln; bei der Untersuchung traten aber bald Resultate zu Tage, die von den bisher bekannten Ergebnissen abwichen, weshalb ich mich bewogen fühlte, das Wachstum von *Oedogonium* zuvor genauer aus eigener Anschauung

[1] Näheres siehe Literaturverzeichnis.

kennen zu lernen, bevor ich an die Beantwortung einer andern Frage schreiten konnte. Die hiebei gewonnenen Resultate bilden den ersten Teil meines Themas in vorliegender Arbeit.

An dieser Stelle möchte ich nicht verabsäumen, denjenigen Herren, welche mir bei der Ausführung der Untersuchungen Hilfe und Unterweisungen angedeihen ließen, meinen besonderen Dank auszusprechen. Es sind dies die Herren Dr. K. E. Hirn, Jyväskylä (Finnland); Dr. O. Porsch, Assistent am k. k. botanischen Institut, Wien; Prof. Dr. R. v. Wettstein, Direktor des k. k. botanischen Institutes, Wien; Prof. Dr. N. Wille, Direktor des botanischen Gartens, Christiania.

Spezieller Teil.

Das Wachstum von Oedogonium.

Unter intercalarem Wachstum versteht man in vorliegendem Fall ein auf eine bestimmte Zellwandregion lokalisiertes Längenwachstum, wodurch die Zelle gleichsam ruckweise schnell an Länge gewinnt. Pringsheim hat die dabei mitwirkenden und ausgebildeten Teile der Zelle mit besonderen Namen belegt, die ich im folgenden beibehalten habe.

Betrachtet man einen Zellfaden von *Oedogonium*, der deutliche Polarität aufweist — »oben« und »unten« sind stets auf die Lage zur Befestigungsstelle (Rhizoid) bezogen —, so sieht man in einzelnen Zellen symmetrisch zu beiden Seiten in der oberen Region einen stark lichtbrechenden Körper, »Tropfen«, der Zellwand anliegen. Es ist dies der optische Durchschnitt eines an der Innenfläche der Membran ringförmig verlaufenden Wulstes. Pringsheim nannte diese Bildung »Ring« oder »Zellstoffring«. Nebenbei finden sich in der Literatur noch die Bezeichnungen »Zellhautring« und »Zellulosering«, Namen, welche auf Grund der chemischen Reaktion dieses Gebildes derart gewählt wurden.

Dieser Ring bezeichnet die Stelle, an der das intercalare Wachstum vor sich geht. Nach einiger Zeit nach dem Auftreten des Ringes reißt die umgebende Membran in der zur Zellenlängsachse normalen Symmetrieebene des Ringes auf, es treten die Rißstücke der Zellwand auseinander und dazwischen schiebt

sich ein neuer, durch Ausdehnung des Ringes entstandener Membranzylinder ein. Dadurch hat die Zelle in kurzer Zeit eine bedeutende Zunahme an Länge erfahren. Das Auftreten einer Querwand läßt die Zweiteilung vollendet erscheinen.

Da der Ring im oberen Teile der Zelle angelegt wird, zerfällt die umhüllende Membran beim Aufreißen in zwei ungleiche Teile, einen kürzeren oberen, die »Kappe«, und einen längeren unteren, die »Scheide«. Scheide und Kappe sind stets scharf gekennzeichnet, indem die Außenfläche der neuen, dem Ring entstammenden Membran um die Breite der Rißfläche der Kappe oder Scheide von deren Außenfläche nach innen verschoben erscheint. Im optischen Durchschnitt erscheint dort eine stufenartig verlaufende Begrenzungslinie, welche dadurch zu stande kommt, daß bei jeder weiteren Ringbildung dieser etwas unterhalb der letzten Kappe oder Scheide angelegt wird. Die Querwand wird immer etwas über der Mündung der Scheide angelegt; es resultieren sonach zwei Zellen, eine »Kappenzelle« und eine »Scheidenzelle«.

Die Deutungen, welche die eingangs genannten Botaniker über den Wachstumsprozeß, Auftreten und Entwicklung des Ringes gegeben hatten, sind verschieden; es lassen sich zwei Gruppen unterscheiden. Die einen, Pringsheim, Hofmeister, Wille, Strasburger und Hirn, faßten den Ring als eine lokale, nur auf jene Stelle beschränkte Bildung auf; die andern, De Bary, teilweise auch v. Mohl, besonders aber Dippel, gaben ihrer Meinung dahin Ausdruck, daß die Ringbildung mehr oder minder mit der Ausbildung einer neuen Membranschichte im Inneren der Zelle zusammenhinge.

Nach ersterer Auffassung wäre stets nur der Ring und sein Produkt, der intercalare Membranzylinder, samt Querwand eine neue Bildung, während der übrige Teil der entstandenen Tochterzellen von den Resten der primären Membran umkleidet wäre. Auch bei fortgesetzter Teilung müßte dieses Verhältnis weiterbestehen. Es würde stets bei einer Teilung die »obere« Zelle zum Teile mit der von der letzten Teilung herrührenden älteren Membran (Kappe) und dem gestreckten Ringe mit Scheidewand als neuen Bildungen begrenzt sein. Die untere bliebe gleichfalls immer

von einer alten Membran (Scheide) und von der neuen, nach oben abschließenden Quermembran eingeschlossen. Nach der zweiten Darstellung bildete sich an der Innenfläche der Membran eine neue Schichte aus, von der eine Einfaltung den Ring darstellte. In diesem Falle würden beide Zellen stets von einer neuen Hülle umgrenzt sein. Die einzelnen Details vorstehender Ansichten werden an den entsprechenden Stellen im Text zitiert werden.

Bei meinen Untersuchungen habe ich ein großes Mikroskopstativ von Leitz (Nr. A) verwendet, welches sich durch die Einrichtung des federnden Tubus als besonders zweckmäßig erwies. Diese Einrichtung konnte mit Erfolg bei nötiger Vorsicht zur Erzielung von Quetschpräparaten unter Objektiv und Deckglas benützt werden. Von Objektiven standen mir zur Verfügung: Trockensysteme 3, 8 (Leitz) und 6^a (Apochrom. Reichert). Wasserimmersion X (Reichert); homog. Immersion I/16 (Leitz). Mit entsprechenden Okularen konnten Vergrößerungen bis 1800 × erzielt werden. Es schien mir unbedingt nötig, eine gute Ausrüstung zu verwenden, um nach Möglichkeit Beobachtungsfehler optischen Ursprunges auszuschließen; zudem wurden die meisten Präparate noch von andern Herren freundlichst kontrolliert, um Subjektivität tunlichst einzuschränken. Anbei sollen kurz die verwendeten Farbstoffe und Reagentien angeführt werden. Die Farbstoffe waren Fabrikate von Dr. Grübler in Leipzig; zur Verwendung kamen: Benzoazurin, Kongorot, Eosin, Fuchsin, Jodgrün, Methylenblau, Safranin, Thionin und Vesuvin.

An Reagentien wurden benützt: Chlorzinkjod, Kupferoxydammoniak konz., Eau de Javelle konz., Eisenchlorid, Ferrocyankalium, Jodjodkali, essigsaures Kali, Kalilauge, Millon's Reagens, Milchsäure konz., Phosphorsäure konz., Rohrzucker in 25 bis 70 % wässeriger Lösung, Schwefelsäure 2 bis 25 %; alle Lösungen wurden nach Tunlichkeit zu jedem Versuche frisch bereitet.

Das Material von *Oedogonium*, welches mir lebend zur Verfügung stand, stammte teils aus den k. k. Wiener botanischen

Instituten, teils aus der Wiener biologischen Versuchsanstalt; und zwar aus vier Kulturen.

Kultur I (k. k. pflanzenphysiologisches Institut) enthielt eine freischwimmende Form.

Kultur II (ebendas.). Formen auf *Vallisneria* befestigt.

Kultur III (biologische Versuchsanstalt). Formen freischwimmend.

Kultur IV (k. k. botanischer Garten). Gleichfalls freischwimmende Formen.

Da der größte Teil des Materials steril war — nur wenige Oogonien waren vorhanden — war ich außer Stande, selbst eine genaue Bestimmung vorzunehmen. Ich sandte deshalb konservierte Proben an Herrn Dr. Hirn, welcher dieselben freundlichst bestimmte, wofür ihm noch speziell gedankt sei. Es waren vielfach Kulturformen vorhanden, außerdem ließ sich wegen der Sterilität nicht immer etwas Genaues aussagen. Nach Dr. Hirn enthielten die Kulturen:

I. Sterile Fäden, wahrscheinlich von *Oedogonium crispum* (Hass.) Wittr.,[1] nebenbei *Oedog. Vaucherii* (Le Cl.) Al. Br.[2]

II. Gleichfalls durch die Kultur stark beeinflußte Formen (dürften wohl den obgenannten Arten angehören). Vielleicht statt *Oedog. crispum* eine andere nicht näher bestimmte Art (nach meinen Beobachtungen).

III. Überwiegend *Oedog. crispum* fruktifizierend.

IV. *Oedog. Vaucherii* fruktifizierend (wenig).

Mit Sicherheit habe ich also als Basis meiner Untersuchung zwei Arten mit Kulturformen gehabt. Die Beobachtungen habe ich stets an allen Proben angestellt. Um im folgenden Teile die Zitation zu erleichtern, werde ich auf die Kulturen unter Oedog. I, Oedog. II u. s. w. Bezug nehmen. Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß alle Untersuchungen an lebendem Material vorgenommen wurden; dieser Umstand sowie die Art der benützten Reagentien gestatteten nicht, von den beweisenden Stellen Dauerpräparate herzustellen.

Ausnahmsweise versuchte ich zum Vergleich auch an Exsikkaten, da mir die Zahl der lebenden Arten zu gering

[1] Cf. Hirn, Monogr., p. 159.

[2] » » » » 97.

erschien, Beobachtungen anzustellen. Verwendet wurden *Oedogonium capillare* var. *natans* Ktz. (ex herb. Rabenhorst.) und *Oedogonium aeruginosum* Rbh. (ex herb. Rbh. 1854). Die Vorpräparation erfolgte mit Milchsäure nach Lagerheim's Methode.

Zur Beobachtung der Teilungsvorgänge von *Oedogonium* eignen sich Zellfäden, die nicht allzusehr mit Reservestoffen angefüllt sind, da diese die Untersuchung erschweren. Wählt man eine günstige Zelle, in der der Prozeß eben erst beginnt, sieht man im apikalen Ende den früher erwähnten hell leuchtenden Körper, der anfangs sehr klein ist, beiderseits den Inhalt zusammenschnüren. Es ist dies die erste Anlage des Ringes; eine Spur einer Schichtung ist sichtbar, der Körper selbst dürfte gleichartige Substanz besitzen. Vielfach wurde dieser primäre Ring als Ausscheidungsprodukt des Plasmas angesehen; seine Konsistenz ist nicht dieselbe wie die der umgebenden Membran. Man hielt ihn für eine schleimige zähflüssige Masse. Nach Hofmeister ist der Ring im Jugendzustand zähflüssig, bestehend aus einer im Wasser nicht zu verteilenden Substanz. Hirn nennt ihn »Ringschleim« und faßt ihn als Ausscheidungsprodukt des Plasmakörpers auf. Er erwähnt in seiner Monographie einen interessanten Versuch (p. 8). Stellte er von *Oedog. Landsboroughii*, das sich in einer 8% Rohrzuckerlösung befand, je eine Kultur im Dunkeln und bei Licht auf, trat in den Zellen Plasmolyse ein, die verschieden stark war. Wo eine junge Ringanlage war, zog sich der erwähnte helle Körper (Ringschleim) mit dem Plasma von der Membran zurück, jenes immer noch sanduhrförmig einschnürend.

Er war also jetzt von der Membran, der er früher angelegen, isoliert, welche Beobachtung dem genannten Forscher als Basis diente, anzunehmen, der Körper wäre ein Ausscheidungsprodukt des Plasmas. Wille (II) faßte dieses Stadium des Ringes als eine durch Intususzeption entstandene wasserreiche Schicht (wasserhaltige Zellulose) der Membran auf. Nach Strasburger (I) beginnt die Ringanlage als eine schmale Verdickungsleiste an der Innenseite der Zellwand. Er vergleicht die junge Anlage mit einer jungen Querwand von *Spirogyra*

und meint, das Phänomen der Ringbildung sei einer derartigen Scheidewandbildung ganz ähnlich.

Bei Anwendung von Chlorzinkjod tritt eine Violettfärbung ein, die in Stärke des Tones von der der Membran abweicht; gewöhnlich ist letztere schwächer gefärbt. Blaufärbung zeigt der Ring bei Einwirkung von Jod und Schwefelsäure (cf. Strasburger, bot. Prakticum, 1902, p. 144).

Interessant war das Verhalten dieser Ringmasse bei Behandlung mit einer wässerigen Thioninlösung. Diese muß sehr verdünnt sein und nur eine schwache saphirblaue Farbe besitzen, im Tropfen fast farblos sein. Läßt man ein oder mehrere Tropfen unter dem Deckglase zum Objekt hinzutreten, kann man nach einiger Zeit — es kann mitunter eine halbe Stunde dauern — beobachten, wie genau von der Befestigungsstelle des Ringes an der Membran eine anfänglich schwache rotviolette Färbung beginnt, welche exzentrische Schichten, ähnlich denen eines Kartoffelstärkekornes, im optischen Durchschnitte des Ringes erkennen läßt. Hat die Färbung ihr Maximum erreicht, dann erscheint das der Befestigungsstelle zugewendete Zentrum der Schichten tief amethyst-violett gefärbt, während die übrigen Partien des Ringes, die zwischen den Schichtkonturen liegen, nur eine schwache Färbung aufweisen. Die Zellmembran ist gleichfalls nur wenig tingiert. [Diese differente Färbung kann man nur bei Anwendung einer schwachen Lösung erzielen, andernfalls sich alle Teile sofort ohne Unterschied dunkel färben.] (Fig. 1, Tab. II.) Bei starker Vergrößerung sieht man die gefärbte Fläche an der Befestigungsstelle gleich einem spitzen Dreieck in die äußere Hüllmembran hineinragen. Man kann daraus folgern, daß der Ring der inneren Membranfläche nicht bloß anliegt, sondern noch etwas in sie hineinragt. Günstig wirkt auch Plasmolyse.

Dazu erwies sich eine Rohrzuckerlösung in Wasser (von 25% konzentr.) als sehr geeignet. Vom besten Erfolge war die Anwendung einer 25% Zuckerlösung, der 10 bis 20 Tropfen Thioninlösung zugesetzt waren, begleitet. (Bei 50% Lösung geht der Versuch schneller vor sich, jedoch bleibt das Bild nicht so instruktiv.)

In einem mit vorstehender Lösung behandelten Zellfaden tritt rasch Plasmolyse ein; das Plasma zieht sich kräftig zusammen; der helle Körper (Ring) löst sich aber nicht von der Zellwand los, sondern bleibt an seiner Basis mit ihr in Verbindung; an der entgegengesetzten, dem Plasma zugewendeten Seite schwillt er an und folgt dem zurückweichenden Protoplasten (Fig. 1). Der früher kreisförmige Durchschnitt des Ringes wird ellipsoidisch. Daß der Ring wirklich noch mit der Membran in Verbindung ist, kann man deutlich sehen, wenn das zugesetzte Thionin zu wirken beginnt. Es nimmt die Färbung wieder von der Basis des Ringes ihren Anfang und verbreitet sich langsam und schwächer als im nicht plasmolysierten Zustand über die Querschnittsfläche des Ringes im Gesichtsfelde. Dies ist ein deutlicher Beweis, daß selbst bei so starker Plasmolyse die Ringsubstanz von der Membran nicht losgelöst wird. Die ausgedehnte Ringmasse zieht sich bei Aufhebung der Plasmolyse durch Wasserzusatz nur unbedeutend zurück, das Plasma hingegen schließt sich eng an dieselbe in ihrer gegenwärtigen Ausdehnung an.

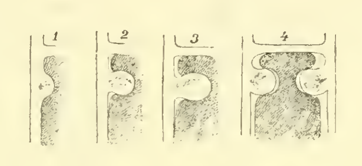


Fig. 1.

Ich kann auf Grund dieser oft wiederholten und stets vom gleichen Resultat begleiteten Beobachtungen mich an Hirn's Darstellung der Wirkung seiner Zuckerkultur nicht anschließen und ein Lostrennen der Ringmasse nicht bestätigen. Man kann bei obigem Versuch auch in vielen andern Zellen dilatierte Ringe sehen, wo man früher nichts oder nur wenig davon bemerkt hatte. Durch die Plasmolyse schwillt der Ring, selbst wenn er sehr jung ist, an und wird als solcher durch die nachfolgende Thioninfärbung leicht erkannt.

Wird die Plasmolyse eventuell mit stärkerer Lösung weiter fortgesetzt, dehnt sich der Ring noch weiter nach dem Zellinneren aus, bis sich schließlich die Teile von rechts und links (im Gesichtsfeld) in der Mitte fast

berühren. In Wirklichkeit bildet der Ring jetzt eine durchlöcherte Platte, die das Plasma einengt. Das Plasma kann bis auf einen dünnen Faden zusammengeschnürt werden (Fig. 4, Tab. II). Es kann nun die Membran an den Stellen, wo später die Öffnung erfolgen sollte, durch Druck — oft auch von selbst durchreißen; in diesem Augenblicke treten Kappen und Scheidestücke rasch auseinander und die ausgedehnte Ringmasse, die noch eine zarte Färbung nach Thionin zeigt, füllt den Raum zwischen dem stark kontrahierten Plasma und der geometrischen Verbindungsfläche von Kappe und Scheide vollständig aus (Fig. 2, 4, 5, Tab. II). Schließlich kann der ganz dünne Plasmafaden, welcher an der eingeschnürten Stelle durch wenige Chlorophyllkörner gekennzeichnet ist, vollständig reißen. Es ist dann der Zellinhalt in zwei getrennte Teile gesondert, der eine liegt in der Höhlung der Kappe, der andere in der Scheide (Fig. 5, Tab. II). Zwischen den beiden Inhaltsportionen breitet sich die Ringmasse aus, welche gegenwärtig eine schleimige, halbflüssige Beschaffenheit zeigt; sie ist unter Wasseraufnahme jedenfalls stark quellbar. Später verschwindet die schwach gefärbte Masse langsam, wahrscheinlich durch vollständige Verteilung im Wasser.

Obiges Verhalten des jungen Ringes, seine bleibende Verbindung mit der Membran und der Umstand, daß die Färbung an einer bestimmten Stelle in die Membran hineinreicht, bewogen mich zur Annahme, daß die jüngste Ringanlage — dem »Ringschleim« Hirn's entsprechend — ein Produkt der Membran sei, welches durch einen Verquellungsprozeß der letzteren entstünde. Möglich ist, daß dieser »Ringschleim« dem Befestigungsschleim an Rhizoiden von *Oedogonium* ähnlich ist; dafür könnte das tinktorielle Verhalten mit Vesuvin und Methylenblau sprechen; Genaues läßt sich vorläufig absolut nicht aussagen.

Betrachtet man nach Färbung mit Thionin die Basis des Ringes genauer, so sieht man die Ringmasse in die Membran hineinragen, sie gleichsam aushöhlen; ein dunkel gefärbter Zahn ist sichtbar, der gleich einer Wurzel die Fortsetzung des Ringes in die Membran bildet (Fig. 2 im Text). Manchmal hat der Beobachter bei nicht gefärbtem Präparat den Eindruck,

als ob ein dunkler Spalt sich dort in der Zellwand befände; es ist aber jedenfalls keine Höhlung im Sinn eines Spaltes vorhanden. Die Erscheinung ist wohl auf ein optisches Phänomen zurückzuführen. Strasburger und Wille geben davon verschiedene Darstellungen; diesbezüglich verweise ich auf die Originalarbeiten. Dieser Spalt ist nach meiner Überzeugung mit der vorhin beschriebenen Fortsetzung der Ringbasis in die Membran identisch, welche Fortsetzung infolge anderer Dichte, als die Zellwand sie besitzt, bei bestimmter Durchleuchtung dunkel erscheint. Da nach den Angaben der Beobachter das Aufreißen der Membran in nächster Nähe des Spaltes erfolgt, scheint mir dieser die spätere Rißstelle im voraus zu bezeichnen.

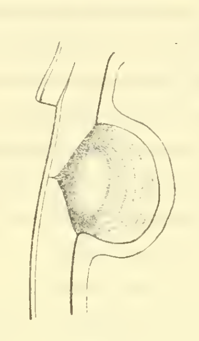


Fig. 2.

Ruft man bei einer sehr jungen Ringanlage, wo noch gar keine Erhabenheit im Inneren der Zelle den Ring deutlich markiert, Plasmolyse hervor (mit zirka 30% Zuckerlösung),

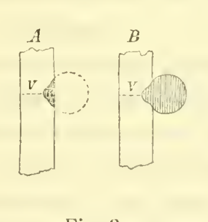


Fig. 3.

Schema.

A Längsschnitt durch die Zellmembran. Der schraffierte Teil *R* zeigt die verquellende Zone an. Diese dehnt sich auf den punktierten Umfang aus.
B Längsschnitt, zeigt die Masse verquollen. Von Substanz ist dieselbe Menge wie vor, doch hat sie größeres Volumen und eine geringere Dichte.
V bezeichnet die verdünnte Stelle der festen Membran.

tritt an der entsprechenden Stelle, gleichsam aus der Membran hervorbrechend, der Ring hervor; es läßt sich annehmen, daß eine Zone der Hüllmembran ringförmig verquillt, durch Wasseraufnahme größeres Volumen annimmt und die primäre Ringmasse (Ringschleim) liefert (Textfigur 3, *A*, *B*). Die dadurch bewirkte Verringerung der Membrandicke (*V*) ist zweckmäßig; sie erleichtert das Auftreten des späteren Risses.

Daß an dieser Stelle die Membran tatsächlich dünner ist als im übrigen Teile, beweist auch das Auftreten der Thioninfärbung; denn nur von dort und keiner andern Stelle beginnt die Farbe in den Ring einzudringen. Vielleicht übt die Ringsubstanz eine Filterwirkung aus, wodurch das Zentrum des Ringquerschnittes so intensiv tingiert wird. Das verschiedene osmotische Vermögen der Versuchslösungen und der durch jene verdünnte Membranschicht getrennten Stoffe im Inneren der Zelle bewirkt, daß an dieser den geringsten Widerstand leistenden Stelle die Zucker- und Färbelösung am leichtesten in die Zelle tritt.

Hirn meint, daß der Ringschleim beim Zerreißen der Membran über dem Ring eine Rolle spielte (l. c., p. 7). Dieser Ansicht kann ich mich auf Grund meiner Beobachtungen, die ich später genauer mitteile, vollkommen anschließen; es funktioniert dieser Ringschleim infolge seiner Quellbarkeit als Schwellkörper und treibt bei völlig »reifem Ringe« in bestimmter Weise die Membran auseinander, ähnlich dem Schwellgewebe bei *Cucurbita*, welches die Samenhülle sprengt. Die Wirkung des Ringschleimes ist vielleicht noch am besten mit derjenigen der »*stipites Laminariae*« zu vergleichen.

Bei Anwendung von Methylenblau in Wasser färbt sich der junge Ring außerordentlich stark im Vergleiche zur Membran; Vesuvin tingiert ihn ebenfalls stärker als seine Umgebung; Kongorot gibt deutliche Rotfärbung, die man nur gut nach Entfernung der Cuticula sieht. Benzoazurin färbt nach vorausgehendem alkalischen Bade blauviolett. Eine Blaufärbung durch Turnbullblau, die sonst mit Vorteil zum Nachweise von Gallerte- oder Schleimbildungen bei Algen[1] verwendet wird, konnte im Ringschleim nicht erzielt werden. Mit Hämatoxylin erhielt ich keine nennenswerten Resultate, wogegen nach Klebahn der Ring sich abweichend von der übrigen Zellwand kräftig färben soll. Alle bisher angeführten Versuche habe ich an allen Kulturproben mit Erfolg durchgeführt; am besten gelangen sie bei *Oedogonium Vaucherii* und *Oedogonium crispum* typischer Form.

[1] Cf. Strasburger, Bot. Praktikum, p. 365.

Wird ein weit vorgeschrittenes Entwicklungsstadium der Ringanlage als Versuchsobjekt gewählt, sieht man bei mikroskopischer Betrachtung auch ohne Verwendung von Tinktionsmitteln, daß der Ring, der nun ziemlich groß ist und die doppelte Dicke der zunächst liegenden einfachen Membran erreichen kann, deutlich aus zwei verschiedenen Schichten besteht; diese zeigen ein verschiedenes optisches Verhalten. Hirn gibt eine genaue Beschreibung derselben in seiner Monographie wieder. Der Ring besteht im ausgebildeten Zustand aus einem zentralen Teile, dem früher erwähnten Ringschleim, und einer äußeren Schichte, welche sich gegen das Plasma scharf abgrenzt. Letztere neu aufgetretene periphere Schicht stellt die Anlage derjenigen Membran dar, welche nach dem Aufreißen der Zellmembran die getrennten Teile derselben (Kappe und Scheide) verbindet.

Die Basis, mit welcher der Ring der Zellwand anliegt, ist verschieden dargestellt worden, so daß ich einiges darüber erwähnen möchte. Sachs bildet einen Querschnitt des Ringes ab; nach diesem Bild ist der Ring durch eine verschmälerte trägerartige Leiste mit der Membran in Verbindung. Ohne auf die Erklärung von Sachs näher einzugehen, kann ich mir auf Grund der Ergebnisse der letzten bedeutenden Forschungen von Hirn das Entstehen eines derartigen Ringes und die folgende Entwicklung von Kappe und Scheide nicht vollständig erklären (Textfig. 4). Es ist vielfach eine Basis vorhanden, die schmäler als der Querschnittsdurchmesser ist; auch Wille weist auf diesen Umstand hin. Eine derartige Leiste, wie Sachs sie zeichnet, konnte ich nie finden, obgleich ich verschiedenes Material schon vor Ausführung dieser Arbeit gesehen hatte. Im Jugendstadium des Ringes ist es gewöhnlich der Fall, daß die Basis schmal ist; später kann sie verschiedene Breite erlangen. Bei den Formen, die mir vorlagen, hatte der ausgebildete Ring ziemlich breite Basis. Die Größe des Ringes und die Ausdehnung der Basis variieren nach den verschiedenen Spezies.

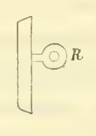


Fig. 4.

Ringbildung nach Sachs (schematisiert).

Die periphere Ringschicht scheint ober- und unterhalb der Basis des Ringschleimes mit der Membran vereinigt zu sein; dies geht auch deutlich aus den Darstellungen von Pringsheim, Hofmeister und Hirn hervor, welch letzterer schreibt (p. 7): »... Die den Schleim umgebende peripherische Ringschicht ist nicht etwa eine Falte der ursprünglichen Mutterzellwand, sondern wird, nachdem der Protoplast zuerst den Ringschleim ausgeschieden hat, als eine innere Membranschicht angelegt, die ober- und unterhalb des Ringes mit der alten Membran dicht verwachsen ist.«

Als ich gelegentlich einen mit Vesuvin lebend gefärbten Faden von *Oedogonium Vaucherii* (Kultur II), der eine unverletzte Scheitelzelle mit mehreren Kappen trug, untersuchte, sah ich nach einiger Zeit, während welcher ein Druck auf das Deckglas ausgeübt worden war, die Kappen losgetrennt darüberliegen (Fig. 10, 12, Tab. II). Die Scheitelzelle hatte keine Kappe mehr aufgesetzt und besaß eine deutliche Membran, die sie gegen die Stelle, wo die Kappen früher aufsaßen, abgrenzte. Im gleichen Material fand ich eine Scheitelzelle von merkwürdiger Form vor, welche offenbar eine Wachstumshemmung durch Kultur vorstellte; sie zeigte mehrere Ringanlagen übereinander (Fig. 15, Tab. II). Diese Beobachtung stimmte mit den Deutungen Pringsheim's, Hofmeister's und Hirn's nicht überein und ließ vermuten, daß die Anlage der peripheren Ringschicht nicht nur auf die vielbesprochene Stelle lokalisiert und mit der Zellmembran verwachsen sei, sondern daß jeder Ringbildung eine selbständige innere Schicht entspräche, von der ein Teil die periphere Umkleidung des Ringschleimes darstellte. Demzufolge müßte der Vorgang der Teilung ein anderer sein, als ihn die zitierten Autoren darstellten.

Wird eine Zelle mit ausgebildetem Ring genau wie beim ersten Versuch mit Thioninzuckerlösung behandelt und ist die Zellmembran schließlich zum Aufspringen gebracht worden, haben sich also Kappe und Scheide mit ihren Plasmaanteilen voneinander entfernt, sieht man folgendes Bild: Der aufgequollene, gefärbte Ringschleim, der im ersten Versuche

dicht an das Plasma grenzte, ist jetzt davon etwas entfernt; dazwischen erstreckt sich eine fast farblose Schichte, die bereits vorhandene Innenmembran. Sie entspricht der peripheren Ringschicht Hirn's und verhindert ein völliges Reißen der Plasmabrücke zwischen Kappe und Scheide. Der Ringschleim kann das Plasma auch nicht mehr so stark einschnüren wie im ersten Versuche (Fig. 7, Tab. III). Dies zeigt, daß die innere Ringmembran erst nach vollständiger Ausbildung des Zentralteiles (Ringschleim) angelegt wird, wie auch Hirn bestimmt erklärt. Bei der Bildung dieser Schicht ist zweifellos das Plasma tätig. Ein ähnliches Resultat kann auch gewonnen werden, wenn man eine günstige Zelle zuerst mit Methylenblau in Wasser stark färbt und hierauf konzentriertes Kupferoxydammoniak hinzufügt. Springt die durch das Reagens aufgequollene Membran auf, dann dehnt sich der Ring rasch aus, die periphere Ringschicht (Innenmembran) verliert ihre blaue Farbe; der schleimige Zentralteil behält bis 5 Minuten nach Berührung mit den umgebenden Flüssigkeiten seine Farbe. Man sieht ihn an der Berührungsstelle deutlich gegen die angrenzenden Flüssigkeiten abgegrenzt. Es ergibt sich ungefähr das Bild des Durchschnittes durch die Linse des menschlichen Auges (vergl. Fig. 17, Tab. II).

Untersucht man die Kappen einer mehrfachen Kappenzelle, die mit Methylenblau gefärbt ist, wird man finden, daß von jedem Stufenwinkel des Kappenlängsschnittes eine mehr oder minder scharf markierte Linie ziemlich parallel mit der äußeren Begrenzung gegen den Scheitel des Kappensystems verläuft (Fig. 6, Tab. II). Bei Einwirkung von Kupferoxydammoniak quillt die das Reagens berührende Kappenmembran und löst sich langsam auf; die eben genannten Linien treten scharf hervor, so daß man den Eindruck einer Schichtung im Kappensystem gewinnt.

Bei längerer Einwirkung von verdünntem Kupferoxydammoniak und Ausübung eines vorsichtigen Druckes auf das Deckglas, besser aber mit einer starken Lösung von essigsaurem Kali oder Phosphorsäure, gelingt es tatsächlich, die Kappen zu isolieren; leicht ist dies nicht immer

zu erzielen und es muß der Versuch öfter wiederholt werden, bis man zum gewünschten Resultat gelangt. Jede Kappenschichte setzt sich nach oben fort und der Beobachter gewinnt das Bild mehrerer ineinander steckender Bechergläser.

De Bary konnte mehrfache Kappen durch Anwendung von Schwefelsäure zuerst zum Quellen bringen und hierauf so viel Schichten erhalten, als Querstreifen vorhanden waren. Er vergleicht die Kappenschichten mit übereinanderliegenden Schälchen oder Hütchen; eine völlig selbständige Fortsetzung der Schichten nach oben hin beweist sein Versuch nicht. Hofmeister wollte in diesen Schichten und deren Fortsetzung nach oben nur einen Lichtbeugungssaum erblicken. Bei Anwendung von Kupferoxydammoniak erhielt er im Ring und der daraus entstandenen jungen Membran stets drei Schichten; auf Grund meiner Untersuchungen kann ich diese drei Schichten nicht erklären; die dritte äußere Schicht könnte vielleicht Cuticula sein, doch fehlt dafür jede sichere Annahme.

Gegen die Untersuchungsergebnisse von De Bary hatte sich besonders Pringsheim gewendet, da eine derartige Auffassung mit seiner Untersuchung im Widerspruche stand. Es ist merkwürdig, daß er als Gegenbeweis eine Beobachtung anführt, die kein anderer der bedeutenden Beobachter gemacht haben dürfte. Pringsheim (II) behauptet nämlich, daß in einigen Fällen nach dem Aufreißen des Ringes die junge Verbindungsmembran anfänglich keinen Anschluß an die zugehörige Kappe habe, daß also die Zelle einige Zeit dort offen sei. Wieso eine weitere Ausdehnung der Ringmembran, ferner ein Zusammenhalten der getrennten Teile bei bewegtem Wasser und endlich ein Zusammenwachsen wieder möglich sei, darüber gibt er keinen Aufschluß. Diese Anschauung Pringsheim's rührt möglicherweise von einem Beobachtungsirrtum her, welchen er zur Entkräftung der Angaben von De Bary verwendet hatte. An jener Stelle ist ein Übersehen des Zusammenhanges von Kappe und Ringmembran infolge verschiedener optischer Eigenschaften wohl möglich, doch kann man sich leicht durch Färbung vom Gegenteil überzeugen. Wille (I) weist darauf hin, daß an der Stelle, wo Kappe und »Verlängerungsschicht« zusammenstoßen, ein dunkler Raum

(der früher besprochene schwarze Spalt) zu sehen ist, der den Eindruck einer Öffnung in der Membran macht.

Ein Kappensystem besteht also nach meinen obigen Ausführungen in Übereinstimmung mit De Bary aus so vielen Schichten, als Kappen markiert sind; für ein Scheidensystem gilt dies natürlich gleichfalls.

Hat Kupferoxydammoniak auf einen aufgesprungenen Ring eingewirkt, kann man leicht sehen, daß die periphere Ringschicht, die der auszudehnenden Membran entspricht, nicht ober- und unterhalb des Ringschleimes mit der Zellmembran fest verbunden ist, sondern von der jüngsten soeben gebildeten Kappe und Scheide durch eine dunkle Linie getrennt wird. Diese Linie läßt sich nach oben und unten weiter verfolgen; sie grenzt nach außen eine Schichte ab, die nach innen von Plasma begrenzt wird. Daß dies eine Schichte der Membran und kein Lumen ist, wird bei Plasmolyse deutlich, wo sie sich von dem entstandenen Lumen optisch und tinktoriell deutlich unterscheidet (Fig. 7, 8, 19, Tab. II).

Fügt man nach längerer Einwirkung von Kupferoxydammoniak und darauf erfolgter gründlicher Auswaschung mit Wasser dem Präparat 10% Schwefelsäure zu und quetscht leicht das Deckglas, so kann man ohneweiters die Fortsetzung der inneren Schicht leicht verfolgen. Daraus läßt sich mit Sicherheit folgern, daß keine Verwachsung mit der äußeren Zellmembran an der fraglichen Stelle besteht, sondern daß diese jüngste Schicht die Membran an der ganzen Innenfläche überzieht. Eine Beobachtung bei Verwendung einer Öl-Immersion beseitigt jeden Zweifel.

Der folgende Versuch kann auf andere Weise die Richtigkeit obiger Beobachtungen experimentell am besten beweisen.

Nach Färbung mit Methylenblau und Quellung mit Kupferoxydammoniak lassen sich die Kappen deutlich voneinander trennen; es bedarf hiezu nur eines kräftigen Druckes auf das Deckglas und einer gleichzeitigen Verschiebung desselben. Wird dies mit Vorsicht ausgeführt, können alle Kappen mit der daranstoßenden Nachbarzelle entfernt werden. War ein Ring vorhanden, sieht man die blau gefärbten Reste des Ring-

schleimes; an der Stelle aber, wo die Kappen das apikale Ende ihrer Zelle umgeben, ist die Zelle jetzt nicht offen, wie dies aus der Darstellung Pringsheims (II) unbedingt folgen müßte. Der Beobachter sieht dort deutlich eine Lamelle, die in ihrer Form dem Durchschnitte der Kappenhöhlung genau entspricht und von der eben entstandenen Scheide aus von der rechten zur linken Seite im Gesichtsfelde verläuft (Fig. 11, Tab. II). Diese Lamelle ist wirklich eine dünne Membranschichte, die sich auch als solche durch die Färbung mit Methylenblau und Chlorzinkjod nachweisen läßt. Außerdem zeigt es sich am klarsten, daß hier eine Membranschicht vorliegt, wenn nahe derselben Plasma mit Chromatophorresten gelagert ist; drückt man in diesem Fall auf das Objekt, müßte wohl, wenn der Zellzylinder offen wäre und diese Lamelle ein Produkt optischer Täuschung darstellte, der Zellinhalt sogleich heraustreten. Dies geschieht nicht; die Lamelle wölbt sich stark nach außen, während Zellinhalt sich dicht an sie anlegt. Bei sehr starkem Drucke tritt er aus, dann sieht man aber sofort die Lamelle zerrissen.

Eine mehrfache Scheide gibt bei gleicher Behandlung ein dem vorigen ähnliches Resultat.

Zweimal gelang es mir auch nach ziemlicher Mühe, ein Bild zu erhalten, wie es auf Fig. 18, Tab. II dargestellt ist; die Schichten (Zylinder), deren obere offene Enden den Scheidenkonturen entsprachen, ließen sich ähnlich den Gliedern eines Fernrohres auseinanderziehen. Dort, wo die Schichten die Grundflächen der Zylinder bildeten und über die Scheidewand verliefen, waren sie sehr dünn. Anfänglich hatte es den Anschein, als ob auch hier die Zylinder offen wären, doch ein Druck überzeugt bald, daß eine Schicht vorhanden ist, deren markierende Linie sich nach unten krümmt, um nach Aufhören des Druckes die frühere Lage wieder einzunehmen (Fig. 19, Tab. II).

Dippel (II) meinte, wie schon früher erwähnt wurde, daß der Ring eine Falte der jüngsten Membranschicht sei (Textfig. 5, *F*). Die Annahme einer Innenschichte deckt sich somit mit meinen Resultaten; Dippel gibt aber, so viel aus seiner Darstellung zu entnehmen ist, an, daß der Falten-

raum *F* leer sei; dagegen sprechen allerdings die Beobachtungen Hirn's und meine Ergebnisse. Nach Strasburger (I) läßt sich die Ringanlage nicht als Faltenbildung (im Sinne Dippel's) auffassen, sondern ist vielmehr eine lokale Verdickung der Innenschicht der Mutterzellwand (cf. l. c. und frühere Stellen im Text).

Nach meinen bisher mitgeteilten Ergebnissen kann der Vorgang der Ringbildung und Weiterentwicklung kurz folgendermaßen dargestellt werden (siehe auch Überblick am Schlusse).

F = Falte der jüngsten Zellmembranschicht.

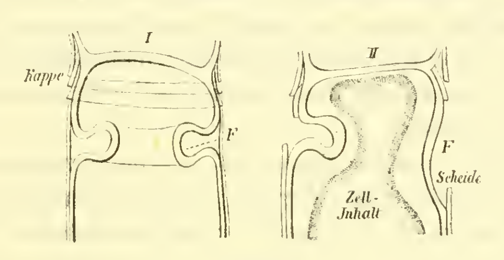


Fig. 5.

Nach Original kopiert.

Faltenbildung nach L. Dippel, »Das Mikroskop«, II, 1869.

Zuerst wird der zentrale Ringteil (Ringschleim) ausgebildet, dann der periphere, der einen Teil der die ganze Innenfläche der Zellwand auskleidenden jüngsten Schicht vorstellt. Kappen und Scheiden sind sonach Reste von Membranschichten, die bei früher erfolgten Teilungen ausgebildet wurden. Ist die Ringanlage sehr jung, sind so viel Schichten als Kappen oder Scheiden vorhanden; bei völlig ausgebildetem Ring aber ist schon um eine Schichte mehr zu zählen.

Es könnte vor allem dagegen folgendes eingewendet werden. Wenn sich der Teilungsprozeß von *Oedogonium* so, wie ich ihn geschildert habe, abspielt, müßte die Kappenzone dicker erscheinen als die durch Streckung des Ringes entstandene Membran.

Hofmeister wendet sich gegen De Bary's Annahme einer Schichtung mit den Worten (p. 155): »Hätte eine wenn

auch geringe Zellhautausscheidung rings im ganzen Umfange der Primordialzelle stattgefunden, so müßte die oberste und älteste dieser Kappen, ganz besonders die Scheidewand, in welche sie ausläuft, merklich dicker sein als die jüngste unterste dieser Kappen.« (Die älteste der Kappen ist in Wirklichkeit nicht dicker, sondern liegt als äußerste und durch alle darunter folgenden Schichten vom Lumen getrennt.) Der Einwand Hofmeister's besagt, daß mit einer größeren Dicke des Kappensystems auch eine größere Dicke der zunächstliegenden Querwand bedingt sein müßte, falls die Annahme einer Schichtung berechtigt wäre.

Schließlich könnte man auch darauf hinweisen, daß, wenn bei jeder Teilung eine neue Membranschichte angelegt werden würde, das Lumen der Zelle besonders im Scheidenteile stets enger werden müßte.

Es trifft in der Regel zu, daß die Dicke mehrerer Kappen größer ist als diejenige der neu eingefügten Membran. Die Dicke variiert nach der Zahl der stattgefundenen Teilungen, die sich eben in der Zahl der Kappen ausdrückt, und nach den Spezies der Alge. Eine mehrfache Scheide ist wegen ihres selteneren Vorkommens nicht so gut zum Vergleiche geeignet; im übrigen zeigt sie vollständige Analogie.

Man wird immer bei Beobachtung eines größeren Materials Dickenunterschiede finden.

Die jüngste Innenschicht ist nicht überall gleich dick. Solange der Ring noch nicht geöffnet ist, erscheint sie an der Stelle, wo sie die periphere Ringschicht bildet, am dicksten, denn hier wird sie beim Aufreißen des Ringes auf eine bedeutende Länge ausgedehnt; sie verliert an Dicke, je nachdem sie an Länge gewinnt. Nach vollendeter Teilung ist sie in ihrem Verlauf innerhalb der Kappen und Scheiden dünner als an der Stelle, wo die Ringstreckung stattfand. In der Verbindung zwischen Kappe und Scheide bildet sie allein die einfache Hülle der Zelle; dort wird eine etwas größere Dicke vorteilhaft bleiben. Unter den Kappen und Scheiden wird sie schon früher dünn angelegt und ist später, wenn sie einmal zum Bestandteil eines Kappen- oder Scheidensystems wird, außerdem zusammengepreßt.

Die geringste Dicke besitzt sie dort, wo sie entweder als Scheitelfläche einer Kappe oder als Grundfläche einer Scheide über eine Querscheidewand verläuft.

Man kann auch mit verdünntem essigsauren Kali die Schicht an letztgenannter Stelle gut isolieren, allerdings erscheint sie dann dicker als in Wirklichkeit, weil eine Quellung nicht auszuschließen ist. Aus diesem Grunde habe ich es unterlassen, eine Messung der Dickenunterschiede anzuführen, weil die Schichten in dem Zustande, wo man sie messen kann, ihre wirkliche Dicke bestimmt nicht mehr besitzen. Vielleicht sind die Schichten an den Scheidewänden dünner, damit ein Stoffaustausch zwischen benachbarten Zellen — wenn ein solcher vorhanden ist — ermöglicht wird.

Da nun alle älteren Schichten auf gleiche Art gebildet werden, müssen deren Reste, die Kappen und Scheiden, die erwähnte Eigenschaft der jüngsten Innenschichte auch besitzen; dadurch gleicht sich der Dickenunterschied etwas aus und ist niemals so groß, als wenn die Schichten überall gleich dick wären (vergl. auch die Schemata am Schlusse).

Demzufolge wird auch verständlich, daß bei einer größeren Anzahl Kappen oder Scheiden die anstoßende Querwand, die immer nur einschichtig angelegt wird, dann um ein geringes dicker sein wird, als wenn ihrer wenig vorhanden sind.

Es ist bekannt, daß in einem vegetativen Zellfaden von *Oedogonium* die Zellen in Breite und Länge ziemlich verschieden sein können; es kommt vor, daß Größenunterschiede bis 20 μ in der Breite und 15 μ in der Länge zu konstatieren sind. Bei geschlechtlichen Fäden ist dieser Unterschied in noch höherem Maß ausgeprägt.

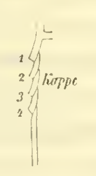


Fig. 6.

Nach Pringsheim wäre ein Dickenunterschied zwischen verschiedenen Teilen der Zellmembran nicht möglich, denn nach seiner Deutung müßten sich mehrfache Kappen oder Scheiden so zusammensetzen, wie es auf Textfig. 6 ersichtlich ist. Da nun ein Dickenunterschied wirklich vorliegt, bietet Pringsheim's Anschauung für diesen Fall keinen Einwand.

Als Ursache des Aufreißens des Ringes wurde von Pringsheim (II) ein stärkeres Wachstum der oberen Zellpartie (spätere Kappenzelle) angenommen. Hofmeister sieht die Ursache in der endosmotischen Spannung gelegen (p. 104). Hirn hat als erster darauf hingewiesen, daß die innere Ringmasse, der Ringschleim, beim Zerreißen der Zellwand über dem Ringe mitwirken dürfte. Diese Masse fungiert, wie ich schon kurz erwähnt habe, als Schwellkörper. Zur bestimmten

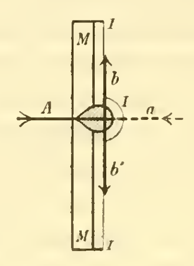


Fig. 7.

Schema.

M = Zellmembran,
I = Innenschicht,
A = Kraft von außen,
a = Gegendruck von innen.

b, b' sind die öffnenden Kräfte, die Reste von A sind. Der Schwellkörper ist schraffiert dargestellt.

Zeit, da das umgebende Wasser durch die verdünnte Membranstelle (vergl. Fig. 3, Tab. II) in den Ring leicht eindringen kann, nimmt der Ringschleim Wasser auf; seinem Bestreben, sich auszudehnen, wird jedoch anfangs Widerstand entgegengesetzt. Nach dem Zellinneren gegen das Plasma zu kann es sich nicht ausdehnen, denn das Plasma übt einen Gegendruck aus und die in dieser Richtung wirkende Kraft wird teilweise oder ganz aufgehoben. Es bleiben somit nur gegen die Pole der Zelle und parallel mit der Membran wirkende Kräfte übrig, welche das Aufreißen der Zellwand wenigstens unterstützen (Textfig. 7). Der Ringschleim zieht sich bei Anwendung von wasserentziehenden Mitteln wieder etwas zusammen.

Die gegebene physikalische Erklärung soll nur ein Versuch einer besseren Analyse des Vorganges beim Aufreißen sein, ohne daß sie jedoch den wirklichen Vorgang genau darstellt.

Auch bei der Ausbildung der Cuticula ist dieser Schwellkörper beteiligt. Ich verweise vor allem auf die schon früher zitierten diesbezüglichen Worte Hirn's. Strasburger (1) sagt unter anderem: »... Aus der Innenschicht (des Ringes) scheint die Cuticula hervorzugehen, aus der äußeren die eingeschaltete Membran.«

Bei Zusatz von schwacher Kongorotlösung färbt sich die Cuticula schön rot. Besser ist es, wenn man eine Färbekultur von 0·2 bis 0·5% Kongorotlösung verwendet. Es färbt sich dann der Schwellkörper des aufgesprungenen Ringes rot; die Farbe verschwindet bald, weil sich die schleimige Substanz im Wasser stark verteilt (siehe Methylenblaufärbung). Nur eine ganz dünne Schichte bleibt über der neuen Membran und zeigt nach einiger Zeit den typischen Charakter der Cuticula. Oft sieht man die gefärbte Cuticula in Fetzen die Zellmembran umgeben, an den Stellen, wo sie bereits verloren ging, erscheinen Membran und Plasma ungefärbt.

Wirkt auf eine mit Kongorot gefärbte Cuticula verdünnte Schwefelsäure ein, tritt sofort eine schmutzigblaue Farbe auf (cf. Behrens, p. 36). Löst man dann die Kappen einer so gefärbten Zelle unter Ausschluß von alkalisch wirkenden Reagentien voneinander, sieht man an jeder Kappe die Färbung nur bis zur Grenze, wo die nächst ältere Kappe aufsaß, reichen (Textfig. 8).

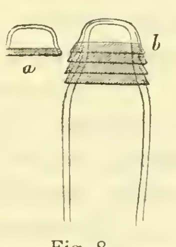


Fig. 8.

a = einzelne Kappe.

Färbungszone grau schraffiert.

Die Ausbreitung dieser Färbungszone ist dadurch bedingt, daß die Cuticula eben nur den Teil der Kappe überdeckt, welcher mit dem Wasser in Berührung steht.

Die übrige Fläche der Kappe kann nicht mehr gefärbt sein, was deutlich aus der Entstehungsweise der Cuticula hervorgeht.

Bei Profileinstellung sieht man mittels starker Vergrößerung jede Kappe an deren Mündung zweischichtig; die äußere kurze Schicht ist die Cuticula, welche sich im Kappenlängsschnitt als kleiner Zahn markiert (Textfig. 9). Die Cuticularschichte setzt sich nur bis zur nächst älteren Kappe fort und hat mit den früher erwähnten Membranschichten nichts zu tun.

Fig. 9.

Was die chemische Zusammensetzung der einzelnen Teile des Ringes anbelangt, so kann ich auf Grund der vorgenommenen Reaktionen nichts Genaues aussagen. Gerade bei diesem Teile der Untersuchung läßt die Zuverlässigkeit der mikrochemischen Reaktionen zu wünschen übrig. Ich habe schon in einem der vorausgehenden Kapitel hingewiesen, daß die gebräuchlichen Namen auf eine Zusammensetzung gleich oder ähnlich wie Zellulose deuten. Die Reaktionen mit Chlorzinkjod, Jodschwefelsäure, Kupferoxydammoniak, die Tinktionen mit Methylenblau und Benzoazurin nach alkalischem Bade wiesen alle mehr oder minder auf eine zelluloseartige Beschaffenheit hin.

Ringzentrum und Peripherie zeigen ein abweichendes Verhalten. Bei der peripheren Ringschicht, die später zur Hüllmembran wird, ist eine Zellulosereaktion verständlich, denn der Membrancharakter tritt dort gut hervor. Der Schwellkörper des Ringes, dessen Entstehen besprochen wurde, gibt die Reaktionen nicht in charakteristischer Weise, was auch Hirn erwähnt. Man kann, auch wenn man annimmt, daß der Körper von der Membran gebildet wurde, nur schließen, daß Zellulose seinen Aufbau bildet. Wie weit sich seine Zusammensetzung im Laufe der Entwicklung ändern kann, entzieht sich der Beobachtung. Ihn als einen schleimigen Körper anzusprechen, ist wohl nur dann berechtigt, wenn man seine physikalische Natur berücksichtigt. Farbstoffe, die gallertig-schleimige Substanzen färben, tingieren auch ihn (vergl. Bemerkung p. 246); doch kann dadurch seine chemische Zusammensetzung im phytochemischen Sinne nicht bewiesen werden. .

Krasser erwähnt, daß er bei *Oedogonium*, speziell im »Zellulosering«, eine Eiweißreaktion erhalten habe. Obgleich

ich mir besondere Mühe gab, die Reaktion mit allen üblichen Reagentien auf Eiweiß zu erhalten, waren die Versuche stets erfolglos. Es soll jedoch damit die Möglichkeit der Resultate Krasser's keineswegs geleugnet sein.

Über die Ausbildung der Quermembran, die den Teilungsvorgang abschließt, kann ich derzeit eigene Beobachtungen nicht mitteilen, da sie noch nicht abgeschlossen sind; doch sollen die Grundzüge der bisherigen Beobachtungen der Vollständigkeit wegen angeführt werden. Die Ausbildung der Quermembran hängt jedenfalls von der Kernteilung ab. Letztere ist von Strasburger (I) erschöpfend und genau dargestellt worden, daß ich von einer ausführlichen Besprechung auch hier absehen kann. Die Kernteilung erfolgt auf dem Wege der Karyokinese.

Die Querwand wird nach Pringsheim und Strasburger simultan gebildet und ist anfangs mit dem Membranzylinder nicht verbunden, also frei beweglich.

Vor dem Aufreißen des Ringes wandert einer der neu gebildeten Kerne in die obere Hälfte der Zelle, die später zur Kappenzelle wird. Möglicherweise kann ein Verweilen dieses Kernes in der Teilungsregion auch im Sinne des von Haberlandt (I) vertretenen Standpunktes, nämlich eines Zusammenhanges zwischen Funktion und Lage des Zellkernes, gedeutet werden.

Die lose Querwand rückt sodann gegen die Mündungsstelle der Scheide hinauf, um sich nach dem Aufreißen des Ringes und vollendeter Streckung desselben mit dem Membranzylinder dortselbst zu verbinden. Diese Verbindung erfolgt stets etwas über der Scheidenmündung, womit Raum für die nächste Ringanlage in der Scheidenzelle gegeben ist (vergl. Pringsheim, l. c.). Es wurde auch schon erwähnt, daß die Querscheidewand im Momente der vollständigen Verbindung mit der übrigen Membran einschichtig ist und es so lange bleibt, bis in einer benachbarten Zelle eine neue Teilung stattfindet.

Wille (II) ist über die Entstehung der Quermembran einer andern Meinung; er meint, daß die junge Querwand in mittlerer Höhe der Scheide angelegt wird und mit der Mutterzellwand als Ganzes fest verbunden ist, worauf sie sich nach oben ausdehnt,

bis sie die Scheidenmündung erreicht. Dort vereinigt sie sich endgültig mit der Hüllmembran. Der Vorgang ist schematisch so gedacht, wie ihn Textfig. 10 zeigt. Ich sah selbst einige Male

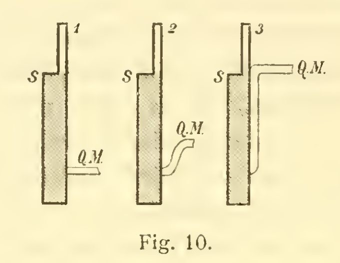


Fig. 10.

Frei nach Wille.

S = Scheide, *Q. M.* = Quermembran.

Querwandbildungen, die eine der von *Spirogyra* ähnliche Entstehung vermuten ließen. In manchen nicht so seltenen Fällen kann die Bildung einer Querwand unterbleiben, obwohl eine normale Ringbildung und Streckung vorausging (Fig. 7, Tab. II).

Die erste Teilung bei Keimpflanzen tritt verschiedenartig ein und ist geeignet, selbständig genauer behandelt zu werden. Nach Wille (II) tritt Teilung nur in solchen Keimlingen auf, die ein deutliches haftfähiges Rhizoid besitzen; in Keimlingen, welche ein verkümmertes, nicht verzweigtes Rhizoid aufweisen, welche sich also nicht an einer festen Unterlage fixieren können, tritt alsbald die Ausbildung von Schwärmsporen auf. Der Schwärmer tritt aus, nachdem die Membran des Keimlings sich am apikalen Ende der Zelle mit einem Deckel geöffnet hat. Der Deckel wird durch einen Kreisriß ähnlich dem beim Öffnen des Ringes losgetrennt. Bei günstigem Material kann man oft mehrere solche Keimlinge mit abgeworfenem Deckel nebeneinander finden; der Zellinhalt fehlt, er ist als Schwärmer ausgetreten.

Die erste Teilung kann durch Ringbildung erfolgen, es kann aber auch eine solche unterbleiben. Den ersten Fall habe ich bei vorliegender Untersuchung nie beobachtet, er scheint den benützten Arten aus den vier Kulturen zu fehlen. Hirn

erwähnt Ringbildung bei Keimlingen, l. c., p. 16, desgleichen auch Hartig.

Ich konnte nie, auch bei mehrstündiger Beobachtung, die Andeutung einer Ringbildung finden; doch hatte in der Zwischenzeit eine vollständige Teilung stattgefunden. Der Teil der Membran (Deckel), welcher bei Ringbildung eine Kappe liefern würde, liegt entweder gewöhnlich seitwärts von der Membranöffnung (Scheidenrand) oder er sitzt seltener der zweiten Zelle oben lose auf. Man kann ihn auch hier wohl als Kappe bezeichnen (vergl. hierüber Hirn, Wille, besonders Scherffel).

Behandelt man einen Keimling gleich nach der Teilung mit Zuckerlösung, so stülpt sich die zweite Zelle sofort wie ein Handschuhfinger in die Basalzelle hinein (Fig. 21, Tab. II, *A* und *B*). Das Plasma ist dann im Basalteile gesammelt. In diesem Falle wurde also eine Querwand noch nicht fest angelegt; ich hege Zweifel, ob überhaupt eine solche vorhanden war, da sie sich in keiner Weise andeutete und nachweisen ließ. Bei allen Keimlingen kann der Deckel verloren gehen, wie auch die Scheitelzelle des Zellfadens ihre Kappen abwerfen kann (siehe hierüber meine frühere Bemerkung und Fig. 12, Tab. II).

Die Membran, welche die zweite Zelle umgibt, muß in jedem Fall als selbständige Schichte unter dem Deckel angelegt werden, sonst könnte sich derselbe nicht lostrennen. Das Verhalten des Deckels spricht auch im Fall einer vorausgehenden Ringbildung deutlich für die Annahme der Ausbildung selbständiger Schichten. Der Nachweis der Scheide der Basalzelle gestaltet sich oft sehr schwierig und gelingt nur bei Einwirkung sehr starker Reagentien. Bei mikroskopischer Betrachtung eines nicht mit Reagentien behandelten zweizelligen jungen Pflänzchens glaubt man sicher eine direkte Fortsetzung der Basalzellenmembran in die der zweiten Zelle zu sehen. Ob die Anlage der neuen Membran für die zu bildende obere Zelle auch bei Keimlingen als Schichte an der ganzen Innenfläche der Basalzellenmembran erfolgt, kann ich nicht aussprechen; es gelang mir niemals, eine derartige Innenschichte in der ersten Zelle nachzuweisen. Es scheint demnach

die Anlage der neuen Membran, ob nun ein Ring ausgebildet wird oder nicht, nur im apikalen Teile der Basalzelle zu erfolgen. Dadurch würde sich die erste Teilung von allen späteren, die stets durch Ringbildung eingeleitet werden, bedeutend unterscheiden.

Die Frage, weshalb der Ring stets im oberen Teile der Zelle angelegt wird, kann nicht zufriedenstellend beantwortet werden. Dippel (II) versucht eine Erklärung dahin abzugeben, daß er diese Erscheinung mit Spitzenwachstum in Zusammenhang bringt und aus mechanischen Gründen für notwendig erklärt. Daß möglicherweise mechanische Momente ausschlaggebend sind, kann von vornherein nicht in Abrede gestellt werden. Es ist auffallend, daß sich eine Scheitel- oder Basalzelle im Verhältnis zu den übrigen im Faden so selten teilt; es kann dadurch eine Verletzung des Zusammenhanges oder einer exponierten Stelle, wie der Scheitel, ausgeschlossen werden.

Wenn man die Zahl der Glieder in mehrfachen Kappen berücksichtigt, wird man finden, daß selten mehr als 15 bis 20 Kappen vorhanden sind. Sobald eine gewisse Zahl von Kappen erreicht ist, wird die Ringbildung nicht mehr in gewöhnlicher Art vor sich gehen.

Da der Ring stets ein Stück unterhalb der jüngsten Kappe angelegt wird, muß das Kappensystem durch jedes neu hinzukommende Glied an Länge gewinnen. Bei unbeschränkter Fortsetzung dieser Bildung müßten schließlich Bildungen von monströsen Kappenzellen die Folge sein. Weil aber die Kappen bei großer Zahl sich auch im lebenden Faden trennen können, würde durch derartige Kappenzellen der Zusammenhang im Zellfaden gefährdet sein, wodurch ein losgetrenntes Fadenstück im fließenden Wasser zu Grunde gehen müßte.

Eine zu starke Verlängerung des Kappensystems kann zum Teile vermieden werden, daß der Ring bei aufeinanderfolgenden Teilungen nicht um eine Stufe weiter unten angelegt wird, sondern mehrmals genau an derselben Stelle entsteht; die entstandenen Kappen liegen nun mit ihren Mündungen in gleicher Höhe nebeneinander (Textfig. 11). Häufiger als

dieser seltene Ausnahmsfall kann es zu einer Ringbildung in mittlerer Höhe des Kappensystems kommen. Der Ring wird zwischen der Mündung der letzten Kappe und der oberen Scheidewand angelegt (Fig. 2, 4, Tab. III). Damit hängt wohl die Ausbildung eines getrennten zweiten Kappensystems unter dem ersten zusammen (Fig. 6, Tab. III).

Fig. 11.

B = letzte Kappen nebeneinander.

Wenn auch alle diese Annahmen eines Zweckes, der im Orte der Ringbildung ausgedrückt ist, durch andere Tatsachen möglicherweise widerlegt werden können, so bleibt noch der Hinweis darauf, daß beim Keimling der Ort der Teilung stets im oberen Teile, also dem Rhizoid gegenüber gelegen ist; bei jeder späteren Ringbildung drückt sich diese im ersten Falle nicht so auffallende Eigentümlichkeit in allen andern Zellen aus.

Erklärung der Schemata.

Die beifolgenden Schemata *A* und *B* sollen den Teilungsvorgang, wie er sich nach meiner Auffassung ergibt, darstellen.

Zum Zwecke der besseren Übersichtlichkeit sind die einzelnen Membranschichten verschiedenfarbig gezeichnet. Gleiche Farbe der Schichtenteile soll andeuten, daß sie von ein und derselben Teilung herrühren. Die bei jeder Teilung neu ausgebildete Querscheidewand zwischen Kappen- und Scheidenzelle hat mit der zuletzt gebildeten Schichte ebenfalls gleiche Farbe. Obwohl sie eigentlich eine von der Innenschicht zeitlich und ursächlich verschiedene Bildung ist, so soll durch gleiche Farbe ihre notwendige Zugehörigkeit zu den übrigen derselben Teilung entstammenden Membranbildungen hervorgehoben werden.

Die Farben selbst sind willkürlich gewählt und haben mit Reaktions- oder Tinktionsfärbungen nichts zu tun. Jedes Schema enthält drei Figuren. Es soll, um ein Mißverständnis zu vermeiden, hervorgehoben werden, daß der nach vollzogener Teilung bis zur nächsten Ringbildung andauernde

Zustand nicht abgebildet ist. Ich hielt es für überflüssig, diesen Zustand selbständig abzubilden. Es ist nach erfolgter Streckung eines Ringes sofort die Anlage des nächsten eingezeichnet. Andernfalls müssen noch zwei Figuren zwischen I und II, II und III dazugezeichnet gedacht werden.

Schema *A* stellt eine Kappenzelle dar, welche zwei Teilungen ausführt; die gelb gezeichnete Kappe rührt von einer bereits früher erfolgten Teilung her, die nicht einbezogen ist. Der Vollständigkeit wegen wurde auch die entsprechende Scheide (gelb) eingezeichnet. Während des Teilungsvorganges ist die Kappenzelle als aktive Mutterzelle ruhend gedacht, während die Teilungsprodukte, Zellen *B*, *C*, mehr minder weit fortgeschoben werden; ihr früherer Zusammenhang mit der Mutterzelle wird durch die gleiche Farbe ihrer Membranhüllen mit den entsprechenden Kappen der letzteren markiert.

Schema *B* ist ohne weiteres aus dem für *A* Gesagten verständlich.

Man kann auch aus den Figuren ersehen, wie eine einfache Kappenzelle immer nur bei Teilung einer Scheidenzelle, eine einfache Scheide immer nur bei Teilung einer Kappenzelle hervorgehen kann. Die Querwand *(Q)* bleibt bis zur Teilung einer Nachbarzelle einschichtig.

Zusammenfassung.

Die Teilung einer Zelle von *Oedogonium* wird durch die bekannte Ringbildung eingeleitet; die hiebei bemerkenswerten Vorgänge unterscheiden sich nach vorliegenden Untersuchungen von den bisherigen Ansichten in manchen Punkten.

1. Der Ring ist im ausgebildeten Zustand zweischichtig; die zentrale Ringschichte wird von der Zellmembran durch einen Verquellungsprozeß ausgebildet. Eine Zone der Hüllmembran verquillt und liefert die primäre Ringsubstanz (Hirn's Ringschleim). Die damit verbundene Verdünnung dieser Membran an jener Stelle erleichtert das spätere Aufreißen daselbst. Wenn die primäre Ringsubstanz

vollständig ausgebildet ist, wird im Gegensatz zur Annahme einer bloß lokalen Bildung (Pringsheim u. a.) an der ganzen Innenfläche der Zellhülle eine neue Membranschicht angelegt, welche dort, wo sie den Ringschleim umgibt, dicker als an anderen Stellen ist. Diese verdickte Stelle der Schichte wird nach dem Aufreißen des Ringes daselbst zur alleinigen neuen Zellhülle. Dieser Vorgang wiederholt sich bei jeder Teilung im Zellfaden. Die durch das Aufreißen der Membran, welche über dem Ringe liegt, gebildeten Kappen und Scheiden stellen somit Reste der nächst älteren Membranschichten gleicher Ausbildungsweise dar. Kappen und Scheiden gehören eigentlich nicht mehr zu den notwendigen Bestandteilen des Zellganzen und können auch unter Umständen im lebenden Faden verloren gehen, ohne daß hiedurch ein Nachteil erwächst.

Es zeigt die Zahl der Kappen oder Scheiden die Zahl der bei den Teilungen ausgebildeten Schichten an. Jede einer Teilung entsprechende Schichte kann selbst wieder mehr oder minder deutliche Schichtung aufweisen, welche auf ihre Bildungsweise während einer Teilung zurückzuführen ist. Letztere Schichtung hat auf die Auffassung der ganzen Vorgänge keinen Einfluß. Vorliegende Resultate unterscheiden sich von den Versuchen De Bary's und Dippel's dadurch, daß ein experimenteller Nachweis einer vollständigen Schichtung erbracht ist.

2. Das Aufreißen der über dem Ringe liegenden Zellmembran wird durch die Wirkung des Ringschleimes als eines Schwellkörpers befördert. Dieser ist im stande, durch Wasseraufnahme sein Volumen (ähnlich wie *stipites Laminariae*) erheblich zu vergrößern; das hiezu notwendige Wasser tritt zur entsprechenden Zeit durch die verdünnte Stelle in der Membran (siehe oben) ein.

3. Auch zur Ausbildung der Cuticula über der zwischen Kappe und Scheide eingeschalteten Interkalarmembran wird ein Teil des Ringschleimes verwendet; die schon früher gemachten Beobachtungen anderer Beobachter erscheinen bestätigt.

4. Bei Keimpflanzen kann die erste Teilung durch Ringbildung oder ohne solche erfolgen, was von den Speziesunterschieden abhängt. In beiden Fällen scheint sich die erste Teilung des einzelligen Keimlings von allen folgenden in Anlage und Ausbildung der Innenschichte zu unterscheiden.

Wenn auch diese Resultate vorläufig nur bei einer geringen Anzahl Arten gefunden wurden, so glaube ich, ihnen doch allgemeine Geltung beimessen zu können, weil gerade dieser Wachstumsprozeß gewiß zu den Merkmalen gehört, welche innerhalb der Gattung selbst bei starker Veränderung der anderen Charaktere konstant bleiben. Dafür spricht auch das Vorkommen dieses Prozesses in drei Gattungen (einer Familie), welche sich zwar im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung in allen übrigen Merkmalen verschieden weit voneinander entfernten, das interkalare Wachstum aber mit geringer Veränderung als gemeinsames Hauptmerkmal erhielten.

Verzeichnis der benützten Literatur.

Behrens W. Tabellen zum Gebrauch bei mikroskopischen Arbeiten. (Leipzig 1898.)

Bohlin K. Studier öfver nagra slägten af alggruppen Confervales Borzi. (Bihang till K. svenska vetensk. Akad. Handlingar Bd. 23, 1897.)

De Bary A. Über die Algengattungen *Oedogonium* und *Bulbochaete.* (Abhandl. der Senckenberg. naturforsch. Gesellschaft, Frankfurt a. M. Bd. I, 1851, p. 29—105.)

De Toni. Sylloge Algarum, Vol. 1, Patavii 1889.

Dippel L. (I.) Beiträge zur vegetabilischen Zellbildung. Leipzig 1858.

— (II.) Das Mikroskop. Bd. II, 1869, p. 52.

— (III.) Die neuere Theorie über feinere Struktur der Zellhüllen. (Abhandl. der Senckenberg. naturforsch. Gesellschaft, Bd. X, 1876, p. 181.)

Falkenberg. Die Algen im weitesten Sinne. (Schenk's Handbuch d. Botanik, Bd. II, 1882, p. 254.)

Frank B. Über die anatomische Bedeutung und Entstehung der vegetabilischen Schleime. (Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. V, 1865.)

Fritsch F. E. (I.) Structure and Development of young plants in *Oedogonium*. (Annals of Botany, Vol. XVI, 1902, p. 471.)

— (II.) Some points in the structure of a young *Oedogonium*. (Algological Notes No. 5, Annals of Botany, Vol. XVIII, 1904, p. 648.)

Haberlandt G. (I.) Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes. (Jena 1887.)

— (II.) Über Einkapselung des Protoplasmas mit Rücksicht auf die Funktion des Zellkernes. (Sitzungsber. d. Wiener k. Akad. d. Wissensch., Bd. XCVIII, 1889.)

Hansgirg A. Prodromus der Algenflora von Böhmen. (Archiv der naturw. Landesdurchforschung in Böhmen, Bd. V, Nr. 6, 1886.)

Hartig Th. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pflanzenzelle. (Bot. Zeitung, 1855, p. 414.)

Hirn K. E. Monographie und Ikonographie der Oedogoniaceen. (Acta Societatis Scientiae Fennicae. Bd. XXVII, 1900.)

Hofmeister W. Die Lehre von der Pflanzenzelle. 1867, p. 71 ff.

Jost L. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1904, p. 319.

Jurányi L. Beitrag zur Morphologie der Oedogoniaceen. (Pringsh. Jahrb. Bd. IX, 1873.)

Klebahn H. Studien über Zygoten. II. Die Befruchtung bei *Oedogonium Boscii*. (Pringsh. Jahrb., XXIV. Bd., 1892.)

Klebs G. Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. (Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen. Bd. III, Heft 2, 1888.)

Krabbe G. Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. (Pringsh. Jahrb. Bd. XVIII, 1887, p. 359 ff.)

Krasser F. Untersuchungen über das Vorkommen von Eiweiß in der pflanzlichen Zellhaut. (Sitzungsber. d. Wiener k. Akad. d. Wissensch. Bd. XCIV, 1886.)

Mohl H. v. Der Primordialschlauch. (Bot. Zeitung, 1855, p. 720.)

Nägeli C. Über den inneren Bau der vegetabilischen Zellmembran. (Botan. Mitteilungen, Bd. II, 1866.)

Oltmans F. Morphologie und Biologie der Algen. Bd. I, 1904, p. 213.)

Pringsheim N. (I.) Untersuchungen über den Bau und die Bildung der Pflanzenzelle. 1854.

— (II.) Beiträge zur Morphologie und Systematik der Algen. (Pringsh. Jahrb. Bd. I, 1858, p. 1.)

Sachs J. Lehrbuch der Botanik. 1868, 1873, p. 22.

Schacht H. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. 1856, Bd. I.

Scherffel A. Einige Beobachtungen über *Oedogonium* mit halbkugeliger Fußzelle. (Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, Bd. XIX, 1901, p. 557.)

Schmitz. Über Bildung und Wachstum der pflanzlichen Zellmembran. (Sitzungsberichte der niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde, Bonn 1880, p. 250.)

Strasburger E. (I.) Zellbildung und Zellteilung. Jena, 1880.

— (II.) Über das Wachstum vegetabilischer Zellhäute. (Histolog. Beiträge, II, 1889.)

— (III.) Das botanische Praktikum. 1902.

Tischler G. Die Bildung der Zellulose. (Biolog. Zentralblatt. Bd. XXI, 1901, p. 247.)

Townsend Ch. O. Der Einfluß des Kernes auf die Bildung der Zellhaut. (Pringsh. Jahrb. Bd. XXX, 1897.)

Vaupell Chr. Bidrag til Oedogoniernes Morphologie. (Oversigt over det kgl. danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger. 1861, p. 213.)

Warming E. Handbuch der systematischen Botanik. 1902.

West G. S. A Treatise on the British Freshwater Algae. (Cambridge Biological Series, 1904.)

Wettstein R. v. Handbuch der systematischen Botanik. 1901.

Wiesner J. (I.) Untersuchungen über die Organisation der vegetabilischen Zellhaut. (Sitzungsber. der k. Akad d. Wissensch. Bd. XCIII, 1886.)

— (II.) Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien, 1892.

Wille N. (I.) Om Celledelingen hos Oedogonium. (Christiania Videnskabsselskabs Forhandlinger. 1880, No. 4, p 8.)

— (II.) Über Zellteilung bei *Oedogonium*. (Pringsh. Jahrb. Bd. XVIII, 1887, p. 443.)

— (III.) Oedogoniaceen (in Engler und Prantl »Natürl. Pflanzenfamilien«, 1890).

Zimmermann A. Die botanische Mikrotechnik, 1892.

Tafelerklärung.

Die Figuren der Tafeln II und III sind sämtliche nach der Natur mit Abbé's Zeichenapparat entworfen. Die Farben entsprechen denen, die bei betreffender Behandlung erzielt wurden. Die Vergrößerung schwankt, soweit nicht anders bemerkt, zwischen 350 und 500. Die Abkürzung Cuprox. bedeutet Kupferoxydammoniak.

Tafel I.

Schemata der Ringbildung. Erklärung im Text.

Tafel II.

Fig. 1. *Oedogonium crispum.* Kappenzelle mit junger Ringanlage, behandelt mit Thioninzuckerlösung. *A* Anlagestelle des Ringes; *Pl* Protoplast.

Fig. 2. Dieselbe Zelle nach Aufreißen der Membran; *R* der ausgedehnte Ringschleim, *K* Kappe, *S* Scheide.

Fig. 3. Gleiche Art wie vor; ältere Ringanlage bei gleicher Behandlung. *I* ist die bereits ausgebildete Innenschicht; bei *O* ist die verdünnte Stelle der Zellmembran deutlich sichtbar; *R* gefärbter Ringschleim.

Fig. 4. *Oedogonium Vaucherii.* Eine sehr junge Ringanlage nach starker Plasmolyse; schwache Thioninfärbung. Das Plasma ist durch den aufgequollenen Ringschleim *R* bis auf einen dünnen Faden in der Mitte zusammengedrängt. Der Ringschleim grenzt sich an der aufgesprungenen Stelle der Hüllmembran scharf gegen das flüssige umgebende Medium ab. *QM* Anlage der Querscheidewand.

Fig. 5. Dieselbe Zelle einige Zeit später. Das Plasma ist bereits völlig in zwei Partien zerrissen; Innenmembran noch nicht vorhanden.

Fig. 6. Kappenzelle von *Oedogonium Vaucherii* mit neun Kappen; Cuprox. nach Methylenblaufärbung. Die Kappen zeigen deutlich die Schichtung; *R* Ringschleim, welchen die noch zarte Innenmembran umgibt, *a* Kappenschichte, *b* Cuticula.

Fig. 7. *Oedogonium Vaucherii.* Vergr. 700. Kappenzelle nach langer Einwirkung von Cuprox. Die Kappenschichten *K* sind stark gequollen, bei *O* ist die verdünnte Membranstelle über dem Ringe bereits gerissen, bei S_1 fehlt die normale Querwand der früheren Teilung.

Fig. 8. *Oedogonium Vaucherii.* Kappenzelle mit Methylenblau und Cuprox. behandelt. Im Innern stark gequollen, zeigt sie bei *M* die Innenschicht nach innen gewölbt, welch letztere auch den Kern *N* aus seiner normalen Lage verdrängt hat, *K* jüngste Kappe.

Fig. 9. *Oedogonium Vaucherii.* Scheidenzelle mit nicht völlig ausgebildeten Ring nach Plasmolyse; bei *O* ist die Zellmembran gerissen, aber noch keine Ausdehnung des Ringes *R* erfolgt.

Fig. 10. *Oedogonium Vaucherii* (Kulturform). Scheitelzelle mit zehn Kappen, die durch Druck losgetrennt sind; *a b* Scheide, *yy* die Innenmembran (vergl. Fig. 12).

Fig. 11. *Oedogonium Vaucherii.* Scheidenzelle nach Methylenblaufärbung plasmolysiert und mit Cuprox. behandelt. Es war eine Ringanlage vorhanden; die Kappe mit der oberen Nachbarzelle ist künstlich entfernt und die Innenschicht *M* bildet nach oben die alleinige Zellgrenze. *R* Ringschleim, *S* Scheide.

Fig. 12. *Oedogonium Vaucherii.* Scheitelzelle mit gelösten aber noch darüberliegenden Kappen (vergl. Fig. 10). Natürlicher Zustand.

Fig. 13. *Oedogonium Vaucherii.* Vergr. 700. Kappenzelle nach Behandlung mit Cuprox. zerquetscht. Die Kappen sind alle abgehoben. *M* bei der vorletzten Teilung gebildete Membranschichte, der die stark gequollene vollständig entwickelte Innenschichte *I* anliegt. Die Schichte *M* ist über dem Ringe *R* bereits geöffnet (künstlicher Zustand). Man sieht auch hier deutlich den Schichtenverlauf.

Fig. 14. Normale Scheitelzelle von *Oedogonium Vaucherii* mit einem Ring.

Fig. 15. *Oedogonium Vaucherii.* Mißbildung (Hemmungserscheinung) an einer Scheitelzelle. Vesuvinfärbung. Es wurden drei Ringe angelegt, von denen zwei nicht zur Entwicklung kamen, dessenungeachtet aber die Fortsetzung der Schichten nach oben zeigen.

Fig. 16. *Oedogonium crispum.* Jüngste Ringanlage bei Beginn des Sichtbarwerdens.

Fig. 17. *Oedogonium Vaucherii.* Kappenzelle mit Methylenblau gefärbt und sehr verdünntem Cuprox. entfärbt. Der Ringschleim *R* hat noch seine Farbe behalten und erscheint scharf gegen das umgebende flüssige Medium abgegrenzt.

Fig. 18. *Oedogonium Vaucherii.* *a* Teil einer dreifachen Scheide im Längsschnitt, *b* dreifache Scheide nach Behandlung mit Cuprox. und starker Quetschung, die einzelnen Schichten sind auseinander gezogen.

Fig. 19. *Oedogonium Vaucherii.* Scheidenzelle nach Quellung mit Cuprox. *I* Innenschichte.

Fig. 20. *Oedogonium crispum.* Normale Ringbildung, Methylenblaufärbung. Die Fgur zeigt das häufige knieförmige Aufbrechen des Ringes. *R* Ringschleim.

Fig. 21. *Oedogonium Vaucherii.* Keimlinge. *A* nach Ausbildung der zweiten Zelle. *B* derselbe nach Plasmolyse mit eingestülpter zweiter Zelle.

Tafel III.

Fig. 1. *Oedogonium Vaucherii.* Alte Kappenzelle mit normalem Ring; die Innenschicht ist bei *m* zerrissen und losgetrennt.

Fig. 2. *Oedogonium Vaucherii.* Abnormale Ringbildung im Kappensystem. Methylenblaufärbung.

Fig. 3. *Oedogonium crispum.* Kappenzelle; nach Methylenblaufärbung Cuprox.-Behandlung. Quetschpräparat. Die äußere Membranhülle ist gesprungen; die Innenschicht *I* (in der Nachbarzelle mit *M* bezeichnet) ist durch die Quetschung isoliert; die nächst ältere Schicht ist dunkelblau gezeichnet; *R* Ringanlage stark deformiert.

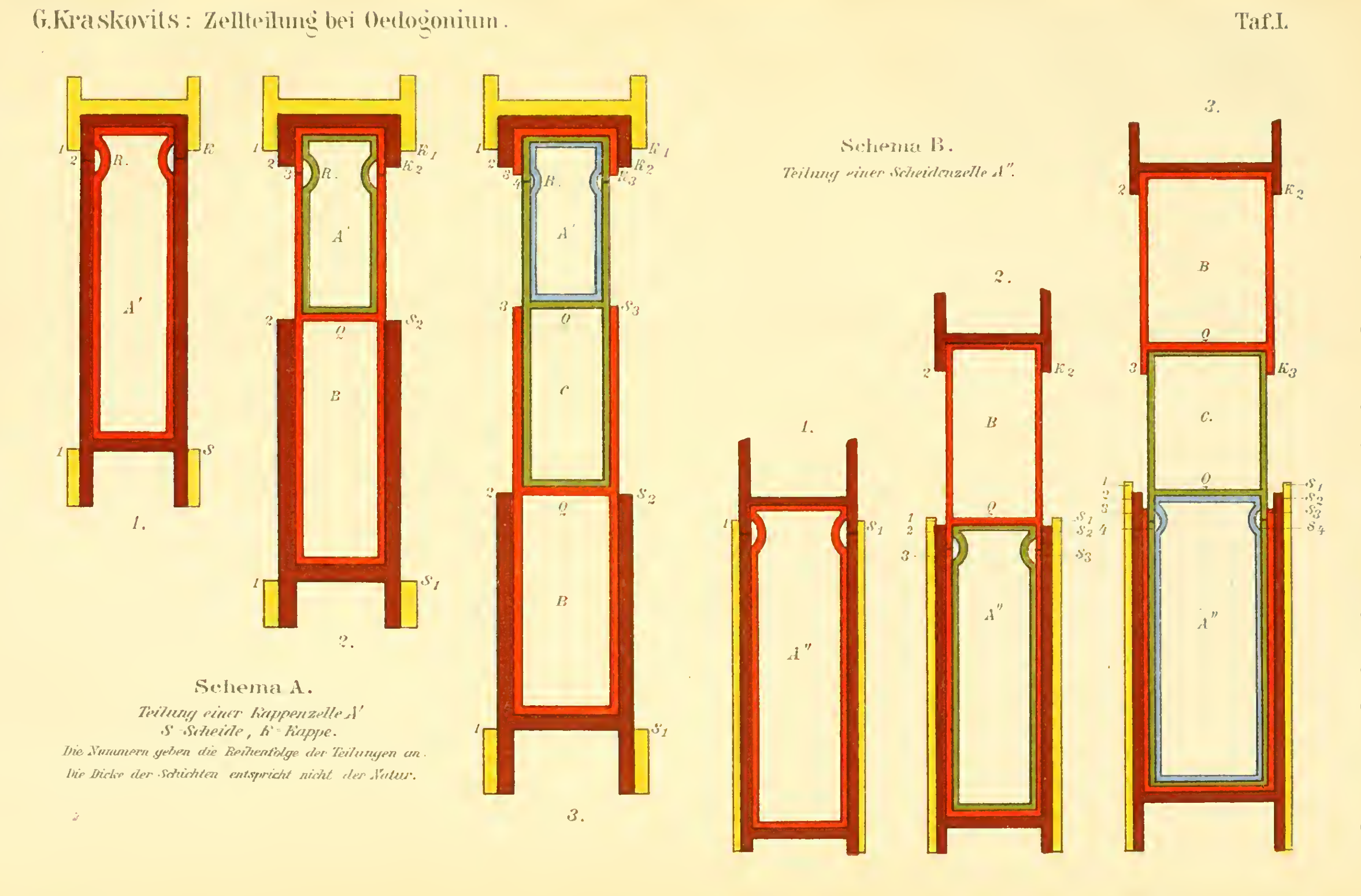
Fig. 4. *Oedogonium Vaucherii.* Vergr. 900. (Ölimmersion $^1/_{16}$.) Kappenzelle mit abnormaler Ringbildung im Kappensystem. Behandlung mit Cuprox. *O* ist die verdünnte Stelle in der Membran über dem Ring. *I* Innenschicht.

Fig. 5. *Oedogonium crispum.* Abnormale doppelte Ringbildung in einer Scheidezelle. Der ältere Ring R_1 ist bereits ausgedehnt (der Ringschleim hellgrau); der jüngste Ring ist noch geschlossen, der Ringschleim ist schwarz gezeichnet; der Verlauf der Schichten ist nach dem Schema verständlich.

Fig. 6. *Oedogonium Vaucherii.* Ein zweifaches Kappensystem *A* und *B*; nach Methylenblaufärbung und Plasmolyse.

Fig. 7. *Oedogonium crispum.* Letztes Stadium einer Ringstreckung, Methylenblaufärbung (sehr schwach), der geringe Rest des Ringschleimes ist noch sichtbar, *R.*

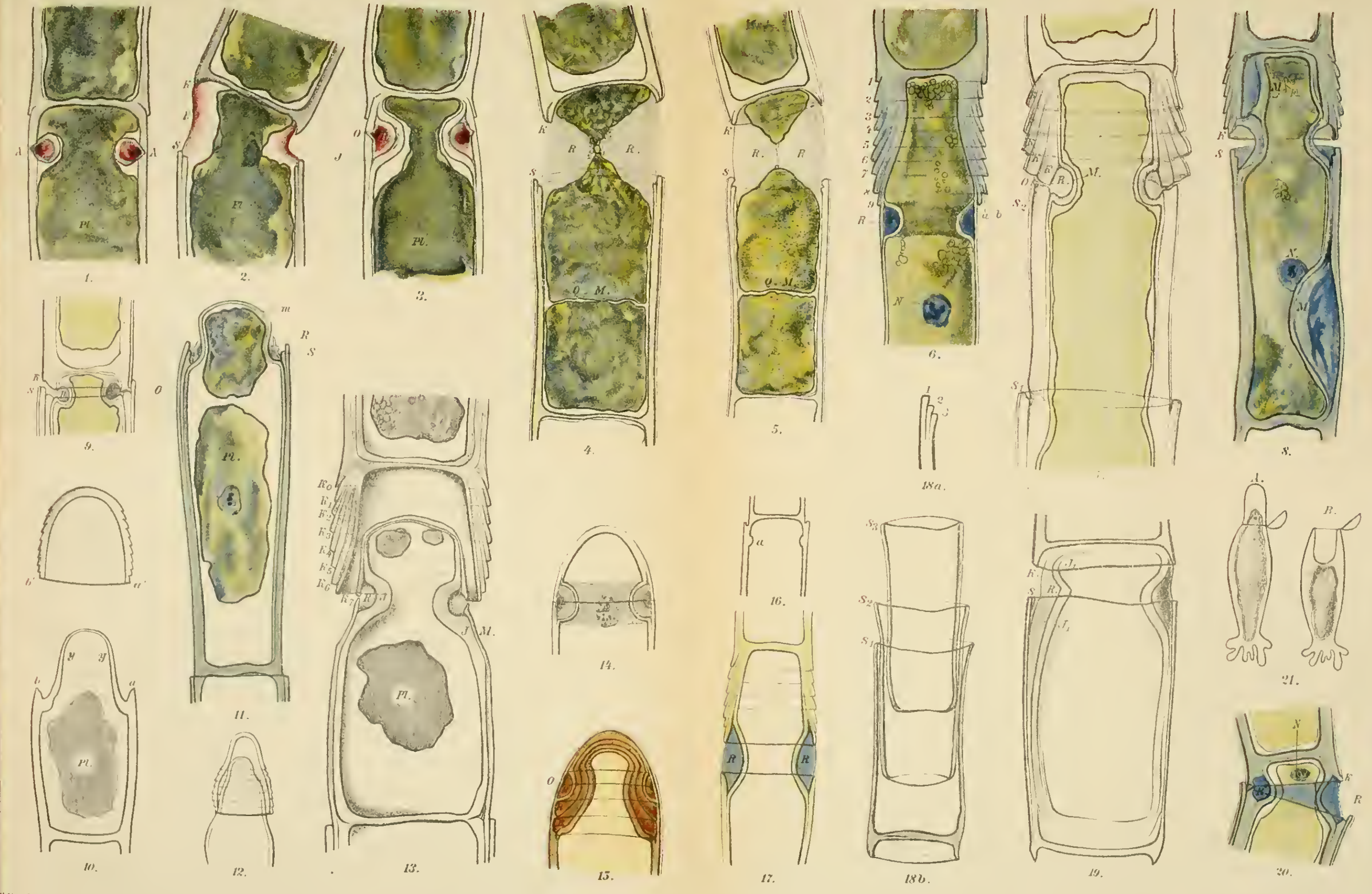
Fig. 8. *Oedogonium Vaucherii.* Bei 1 ein gestreckter Ring, bei 2 ein sich öffnender nach Plasmolyse, bei *O* ist die Hüllmembran bereits offen.



G. Kraskovits del.

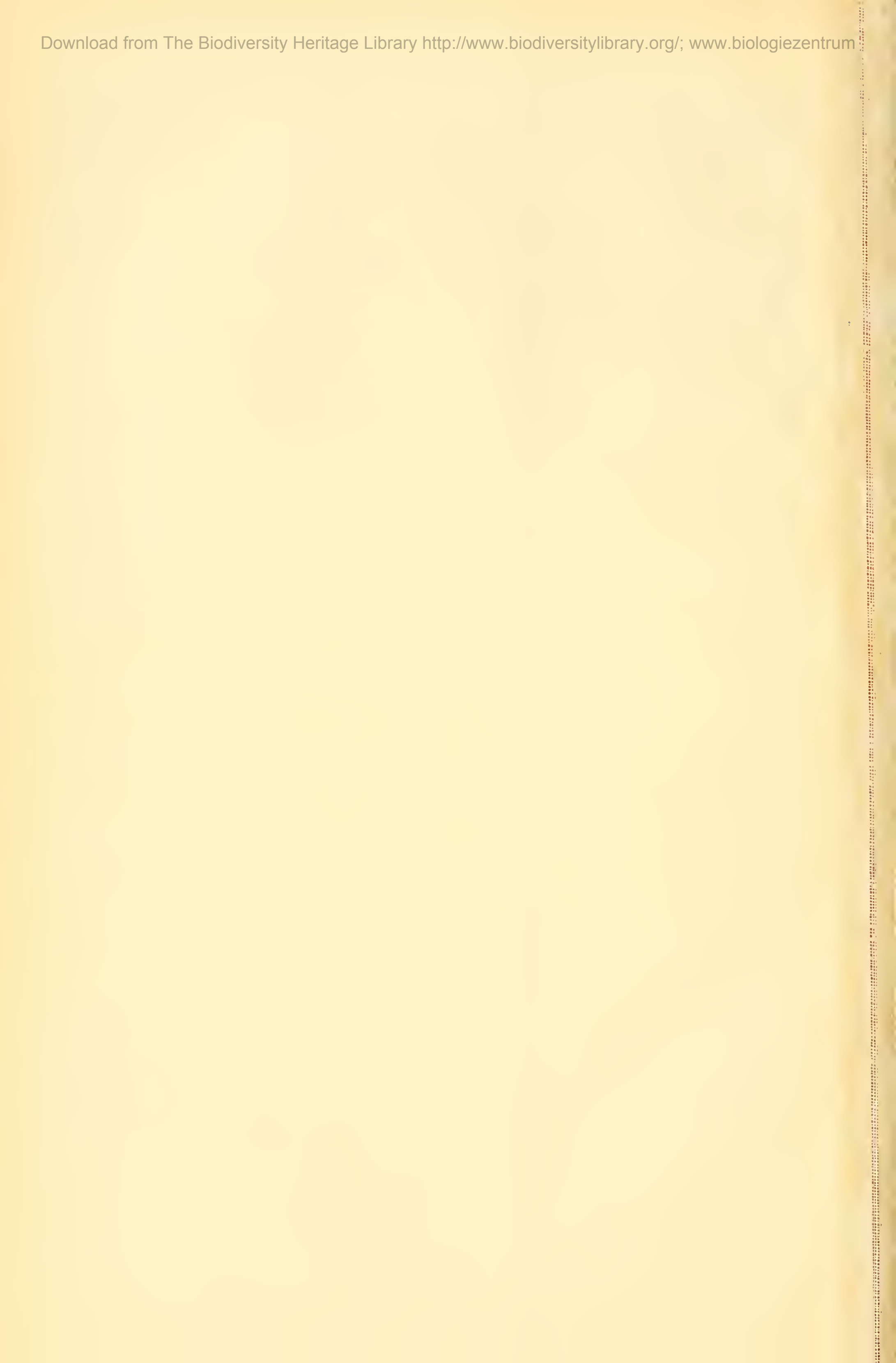
Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.



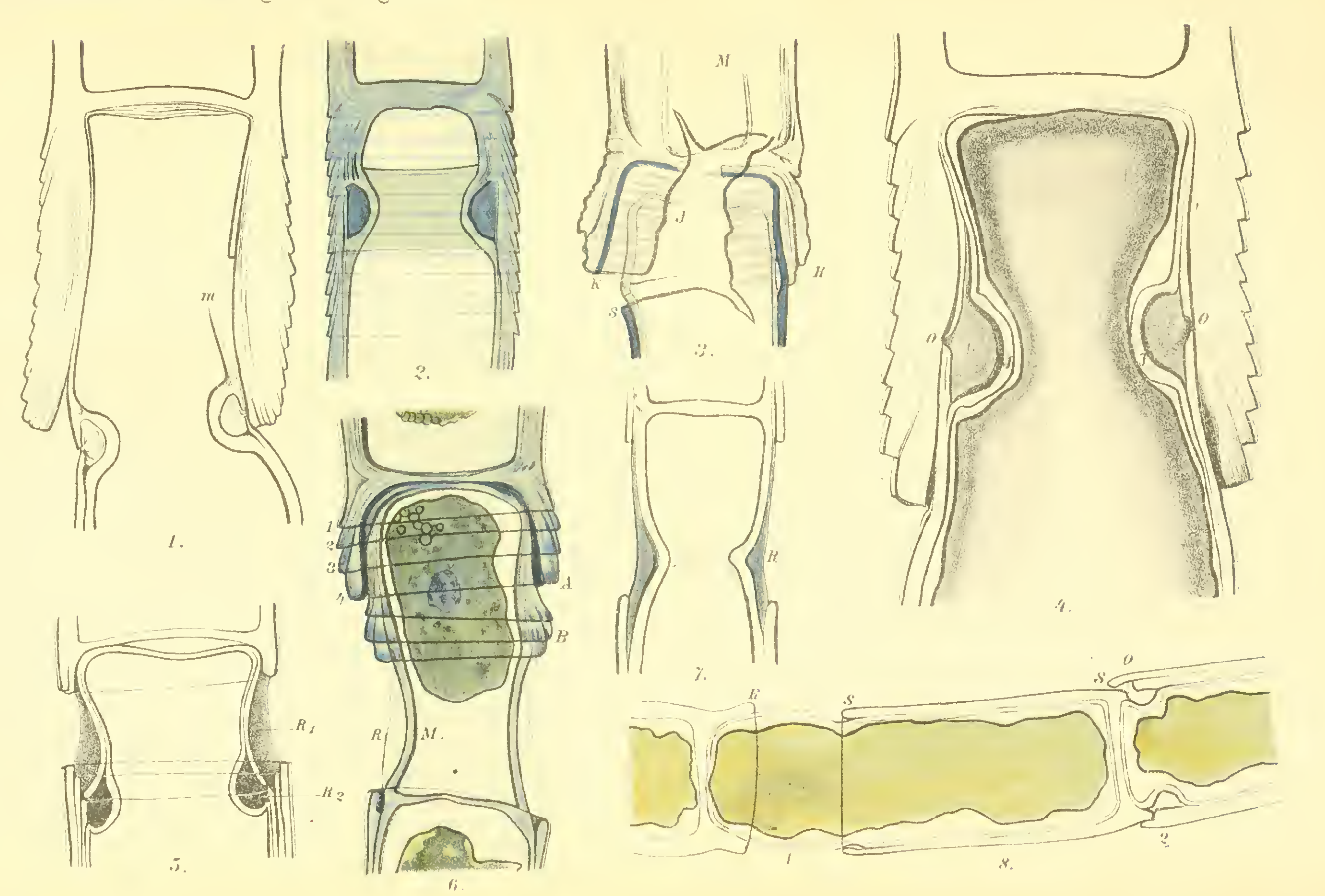


G. Kraskovits del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth Wien



G.Kraskovits: Zellteilung bei Oedogonium. Taf. III.



G. Kraskovits del.

Lith. Anst. v. Th. Bannwarth, Wien.